Parasiten und Winterschlaf: bibliographischer Überblick und derzeitiger Wissensstand beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*)

S. CALDEROLA, M. PRELEUTHNER, H. PROSL & P. LANFRANCHI

Abstract

In this paper we summarize in a bibliographic review the theoretical considerations and experimental data on the interrelations between parasites and hibernation. In general, hibernation seems to increase the resistance against infections. Special interest deserve those parasite species that occur regularly in hibernating hosts and thus have developed special adaptations to hibernation. The possible strategies of these parasites comprise not only adaptations of adult stages inside the host but also the entire live cycle. In the Alpine marmot it has been shown that they hibernate free of adult intestinal parasites.

The consequences for the live cycles of the two most important helminth species *Ctenotaenia marmotae* and *Citellina alpina* are discussed.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 93-102

Einleitung

In den neuesten parasitologischen Untersuchungen von Wildpopulationen steht nicht mehr alleine die pathologische Bedeutung für den Wirt im Vordergrund, sondern auch die Rolle der Parasiten als biologische Umweltindikatoren. Die Anwesenheit einer Parasitenart sowie die Zusammensetzung der Parasitenkommunität eines Wirtes (siehe Beitrag „Parasiten des Alpenmurmeltieres *Marmota m. marmota*: Systematik, Entwicklung, Verbreitung") ist nicht nur das Ergebnis der Wirt-Parasiten-Koevolution, sondern auch das Ergebnis von komplexen Wechselbeziehungen zwischen Parasitenpopulationen, Wirtspopulationen und Umwelt.

Die alpine Umwelt, in der das Alpenmurmeltier lebt, stellt ein extremes Habitat dar, welches einen starken Selektionsdruck auf die Anpassungmöglichkeiten der dort lebenden Arten, sowohl der Wirtsarten als auch der Parasiten, ausübt. Besonders die rauhen klimatischen Bedingungen im Winter sind ein wichtiger limitierender Faktor für die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Resistenzformen in der Außenwelt. Um erfolgreich in alpinen Wirtsarten parasitieren zu können, ist daher die Evolution geeigneter Überlebensstrategien Voraussetzung für jeden Parasiten.

Das Murmeltier geht als Anpassung an die ungünstigen Umweltbedingungen im alpinen Lebensraum in den Winterschlaf, welcher tiefgreifende Änderungen des Stoffwechsels und der Ernährungssituation mit sich bringt. Dies bedeutet für die Parasiten einen weiteren Umweltschock, der wahrscheinlich die Möglichkeit zur „Besiedlung" dieser Wirtsart zusätzlich eingrenzt. Aus diesem Grund ist die Untersuchung der Parasiten bei winterschlafenden Wirten immer ein spannendes Thema gewesen, einerseits um die Wirkung dieses „Streßfaktors" auf die Parasiten zu analysieren, anderseits um auch zu sehen, ob und wie die Wirtsreaktionen (insbesondere die Immunantwort) sich während des Winterschlafes modifizieren. Sowohl in der Vergangenheit als auch in neuerer Zeit wurden oft Experimente unter kontrollierten Laborbedingungen durchgeführt, während sich nur wenige Untersuchungen mit natürlichen Infektionen in freilebenden Populationen befaßten.

Der vorliegende Beitrag faßt unseren diesbezüglichen Kenntnisstand auf der Basis bisheriger Ergebnisse zusammen, wobei sowohl Daten über das Alpenmurmeltier als auch über andere winterschlafende Arten berücksichtigt werden. Besondere Beachtung gilt dabei den im vorhergehenden Beitrag ausführlich abgehandelten Darmhelminthen (siehe den Beitrag „Parasiten des Alpenmurmeltieres"), welche durch das Aussetzen der Nahrungsaufnahme ihres Wirtes während des Winterschlafes dem größten Streß ausgesetzt sind.

Parasitenresistenz während des Winterschlafes: Zwang oder Strategie?

Bereits in der Vergangenheit wurden mehrere Untersuchungen durchgeführt, die vor allem die Klärung der Frage zum Ziel hatten, wie eine Infektion bzw. Infestation durch die Veränderungen des Stoffwechsels im Zuge des Winterschlafes beeinflußt wird. Zu diesem Zweck wurden verschiedene Versuche unter mehr oder weniger kontrollierten Bedingungen durchgeführt, um den Verlauf spontaner bzw. experimenteller Infektionen zu verfolgen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen waren, in Abhängigkeit von den verschiedenen Infektionsarten und Laborbedingungen, oft widersprüchlich.

Die allgemeine Zielrichtung dieser Untersuchungen war der Nachweis, ob der Winterschlaf generell die Wirtsresistenz gegen Infektionen (Viren und Bakterien) und parasitische Infestationen erhöht. Für diese Laborversuche wurden vor allem in der Vergangenheit oft Alpenmurmeltiere als Modellorganismen verwendet. Zu Beginn dieses Jahrhunderts wurde beispielsweise gezeigt, daß beim Alpenmurmeltier der Winterschlaf die Resistenz gegen das TBC Bakterium sowie gegen unterschiedliche *Trypanosoma*-Arten erhöht (BLANCHARD & BLATIN 1907). Im allgemeinen ist dieses Phänomen eher durch eine erhöhte Empfindlichkeit der Parasiten gegen die Winterschlafbedingungen im Wirt als durch eine Zunahme der Wirtsresistenz erklärt worden. Vor allem könnte die niedrige Körpertemperatur des Wirtes zur Verlangsamung der metabolischen Prozesse der Parasiten führen, die infolgedessen den Wirt nicht mehr erfolgreich infizieren können. Die Entwicklungsstadien stellten sich als besonders empfindlich gegen tiefe Temperaturen heraus, wodurch die Entwicklung stark verlängert bzw. komplett verhindert wurde. Dies ist z. B. bei den im Muskelgewebe ein-

gekapselten larvalen Dauerstadien von *Trichinella spiralis* in verschiedenen winterschlafenden Wirtsarten der Fall (CHUTE 1964).

Es gibt jedoch keine Beweise dafür, daß die allgemeine Immunresistenz des Wirtes während des Winterschlafes stärker wird, da sich sowohl die mitotische Aktivität als auch die Antikörperproduktion vermindern. Einige *in vitro* Versuche scheinen nachzuweisen, daß das braune Fettgewebe eine immunsupprimierende Wirkung während des Winterschlafes hat. Außerdem ist experimentell beobachtet worden, daß von schweren Infektionen befallene Tiere nicht imstande waren, zum Winterschlaf überzugehen (LYMAN 1982).

Andere Untersuchungen betonten dagegen die Unterschiede in der Winterresistenz zwischen Parasitenarten, die typisch für den winterschlafenden Wirt sind, und nicht-wirtsspezifischen Parasitenarten. Während einer Untersuchung über die Blinddarm-Protozoenfauna des Ziesels (*Citellus citellus*) analysierte DAVIS (1969) das Überleben von verschiedenen Amöbenarten. Während künstlich in den Darmtrakt eingebrachte Arten nicht überlebten, konnten andere Arten, die nah verwandt, aber auf natürliche Weise in den Wirt gelangt waren, die gesamte Winterschlafzeit überdauern.

CHUTE (1964) hob hervor, daß es wichtig sei, zwischen dem Überleben einer gewissen Parasitenpopulation in einem Wirtsindividuum und dem Fortbestand einer Parasitenart in einer winterschlafenden Wirtsart zu unterscheiden. Wenn eine Parasitenart immer wieder regelmäßig in der Wirtsart auftritt und damit als „normaler" Parasit für diesen Wirt bezeichnet werden kann, ist es klar, daß auf Artebene das Problem der Anpassung an den Winterschlaf gelöst worden ist. Das Überleben innerhalb des Wirtes ist jedoch nicht die einzige mögliche Lösung für das Überwinterungsproblem einer Parasitenart. Die Anpassung betrifft nämlich alle Phasen des Entwicklungszyklus einer Art, und die Abwesenheit des Parasiten im winterschlafenden Wirt muß nicht bedeuten, daß der Parasit unfähig ist, innerhalb des Wirtes zu überleben, sondern kann als besondere Anpassungsstrategie gewertet werden. Es ist daher auch nicht ganz verständlich, warum die tiefe Temperatur und die drastischen Änderungen des Stoffwechsels für einen wirbellosen Parasiten schädlicher und weniger erträglich sein sollten, als für ein als Wirt fungierendes Säugetier. Dagegen kann es für den Parasiten einen gewissen Vorteil darstellen, den Wirt während des Winterschlafes nicht zu infizieren. In diesem Fall hängt nämlich das Überleben des Parasiten nicht von dem des Wirtes ab, und der Parasit kann nach dem Winterschlaf Tiere infizieren, die diese kritische Zeit bereits erfolgreich überwunden haben.

Bei der genannten Strategie erwarten wir eine starke Saisonalität der Infektion auch während der aktiven Periode des Wirtes. Eine Untersuchung der Helminthenparasiten des Ziesels hat ergeben, daß von den verschiedenen, für diesen Nager typischen Wurmarten diejenigen in ihrem Auftreten gleichmäßiger über die aktive Periode verteilt waren, welche während des Winterschlafes längere Zeit im Wirt überdauerten. Die „empfindlicheren" Arten hingegen zeigten eine ausgeprägtere Saisonalität (SIMITCH & PETROVITCH 1954). In anderen Laboruntersuchungen stellten FLEMING et al. (1979) bei der amerikanischen Murmeltierart *Marmota monax* fest, daß von 10 Wurmarten, die auf natürliche Weise die untersuchten Tiere parasitierten, vier in den winterschlafenden Murmeltieren als Adultwürmer überlebten. Diese Arten zeigten in den freilebenden Populationen ein früheres Infektionsmaximum als die anderen Arten. Für einige der nicht überlebenden Arten, welche nicht streng artspezifisch waren, vermuteten die Autoren, daß die Neuinfektion der Murmeltiere nach dem Winterschlaf von anderen, nicht winterschlafenden Wirtsarten abhängt, wie zum Beispiel die Wildkaninchen für den Magennematoden *Obeliscoides cuniculi*.

Die Abwesenheit von Adultwürmern im winterschlafenden Wirt einer streng wirtsspezifischen Parasitenart bedeutet jedoch, daß die Kontinuität der Art im Winter auf anderen Entwicklungsstadien basiert. In diesem Sinne können modifizierte morphologische bzw. biologische Merkmale der Resistenz- bzw. Larvalstadien als Zeichen der Anpassung an den Winterschlaf gewertet werden. Zum Beispiel zeigen die Zysten einiger für das Ziesel typischer Protozoenarten eine besonders dicke Wand, wodurch diese viel resistenter sind als andere nicht für winterschlafende Wirte typische Arten (DAVIS 1969). Eine andere Anpassung ist bei *Ascaris laevis* zu beobachten, einer für das Alpenmurmeltier typischen Nematodenart, bei der die Adultwürmer während des

Winterschlafes nicht überleben. Hier ist die lange larvale Wanderungszeit in den Wirtsgeweben offensichtlich durch den Winterschlaf bedingt, nachdem in den *Ascaris*-Arten anderer, nicht winterschlafender Wirtsarten diese Periode viel kürzer ist (BABERO 1960).

Ein weiteres Beispiel ist das bekannte Phänomen der Hypobiose (Ruhephase) bei verschiedenen Nematodenarten von Wildwiederkäuern, vor allem bei Fadenwürmern der Familie der Trichostrongylidae. Bei diesen Arten können die larvalen Stadien ihre Entwicklung im Wirt unterbrechen und in der Darmschleimhaut des Wirtes inzystiert den Winter verbringen. Obwohl dieser Fall sich nicht auf den Winterschlaf bezieht, stellt er dennoch eine Veränderung des Lebenszyklus als Anpassung an ungünstige Umweltbedingungen dar. Die Wirte ernähren sich während des Winters weiter und der Stoffwechsel bleibt mehr oder wenig konstant. Wenn sich jedoch die Würmer in dieser Jahreszeit zu Adultstadien entwickelten und Eier bzw. Larven produzierten, könnten diese empfindlichen Stadien in der Außenwelt unter den winterlichen Bedingungen nur schwer überleben und reifen. Deswegen wird die Fortpflanzung auf einen Zeitpunkt verschoben, zu dem die Umweltbedingungen die größte Erfolgswahrscheinlichkeit sichern.

Es ist aber auch beobachtet worden, daß einige Wurmparasiten der Frösche den Wirt nach der Winterruhe verlassen. Diese Strategie begünstigt vermutlich die Übertragung der Larvalstadien auf die Zwischenwirte, wenn das Wasser nicht mehr gefroren ist und die Frösche nach der Winterruhe dorthin zurückkehren (CEDHAGEN 1988).

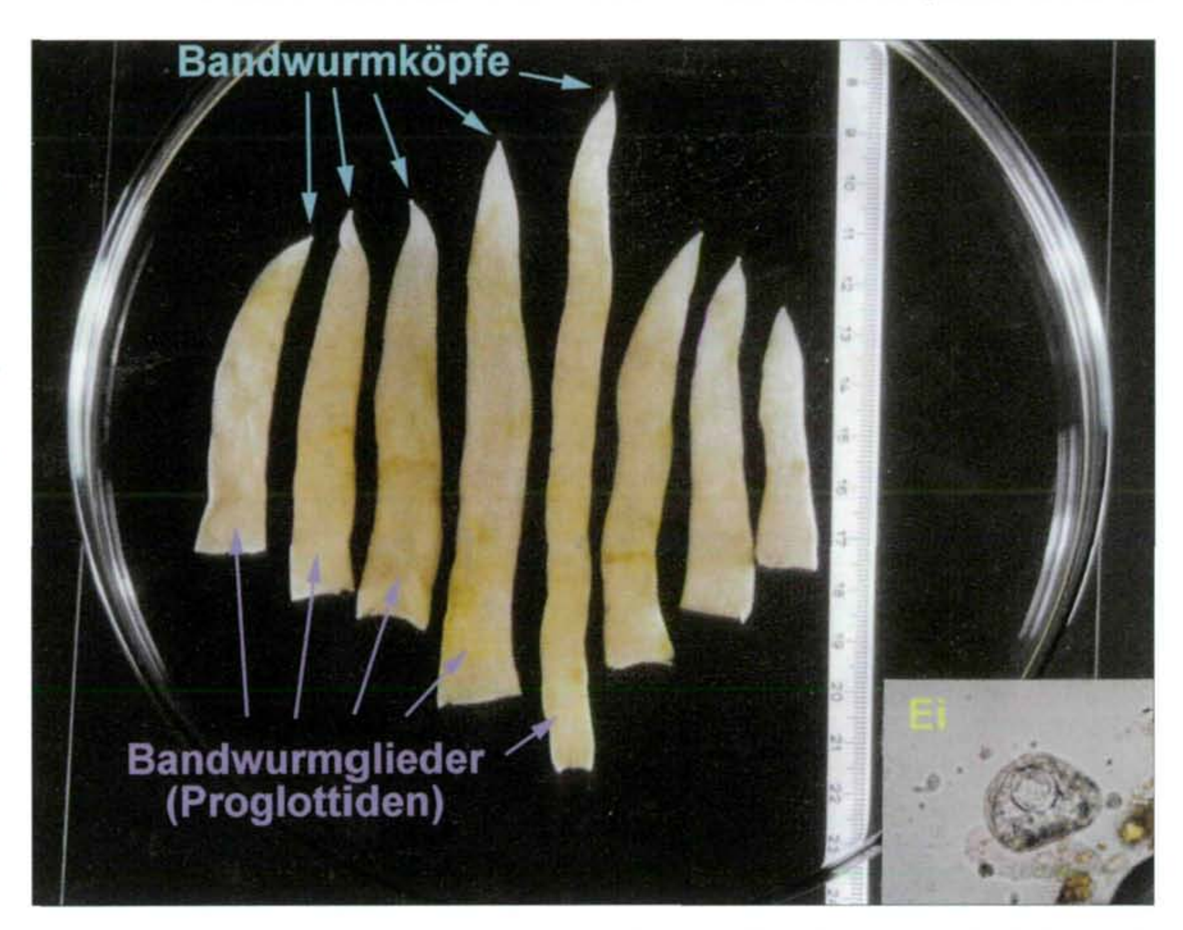


Abb. 1: ***Ctenotaenia marmotae*. Die Gesamtlänge der adulten Würmer kann bis zu 40 cm betragen. Am spitzen Vorderende ist der Skolex (Kopf) zu erkennen. Die Bandwurmkette (Strobila) ist aus vielen aufeinanderfolgenden Segmenten (Proglottiden) aufgebaut. Die Proglottiden am Hinterende enthalten die reifen Eier (im Bild rechts unten eine mikroskopische Aufnahme).**

Parasiten des Alpenmurmeltieres: Anpassung an den Winterschlaf und Konsequenzen für den Lebenszyklus

Trotz der relativ großen Zahl experimenteller Arbeiten über die Beziehungen zwischen Parasiten und dem Winterschlaf der betreffenden Wirte einschließlich des Alpenmurmeltieres sind Untersuchungen über den Verlauf der „normalen" Infektionen unter natürlichen Bedingungen selten. Für eine solche Untersuchung wäre es notwendig, die winterschlafenden Tiere direkt zu analysieren, was bei freile-

benden Murmeltieren sehr schwierig, wenn nicht unmöglich, ist. Selbst während des Winterschlafes verendete Tiere bleiben nämlich tief im Bau. Die willkürliche Entnahme von winterschlafenden Murmeltieren ist nicht nur aufwendig, sondern auch ethisch fragwürdig. Der Verlauf der Infektion während der aktiven Periode, welcher auch nützliche Informationen über den allgemeinen Grad der Anpassung liefern könnte, ist auch bislang wenig

lich die zahlreichen Faktoren, welche die Eier/Larven-Produktion beeinflussen können, eine Korrelation zwischen Koproskopie-Ergebnissen und tatsächlicher Befallssituation bei den meisten Arten unmöglich.

Aus diesen Gründen stehen nur spärliche Daten, meist über die Wurmparasiten der Magen-Darmtrakte, zur Verfügung. Aus den wenigen Arbeiten über winterschlafende Mur-

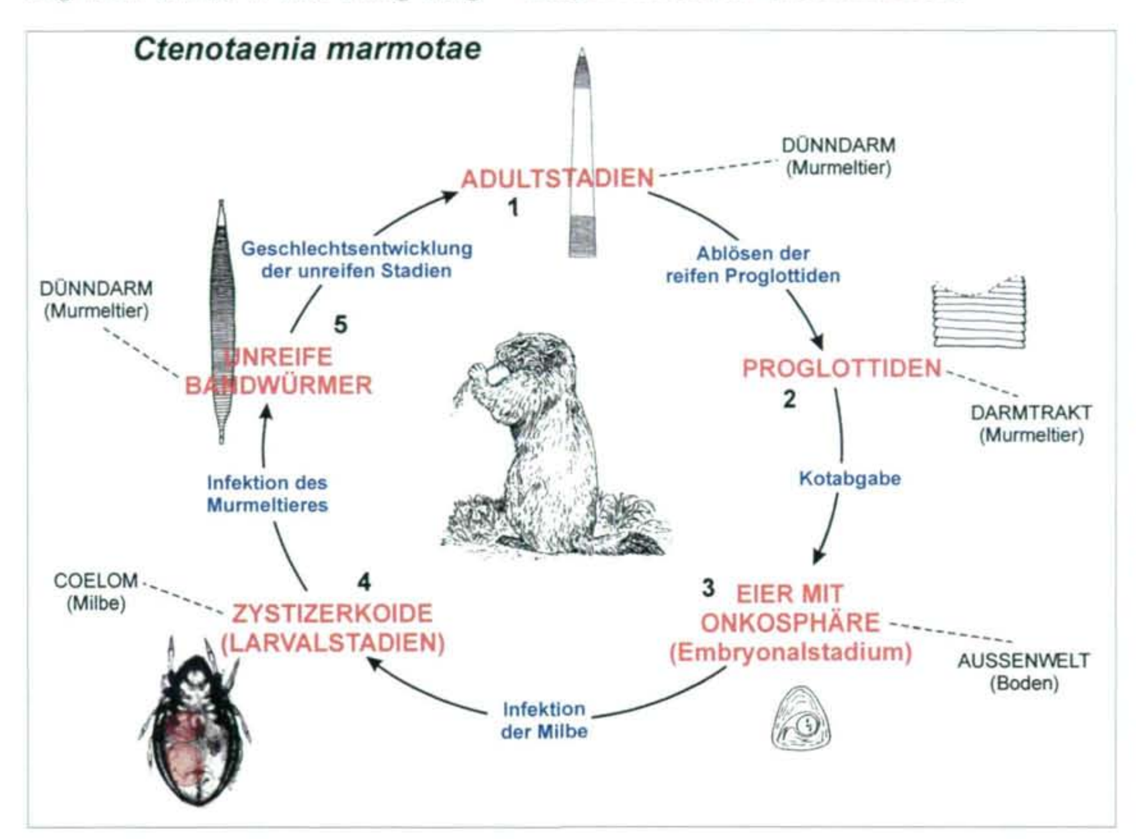


Abb. 2:
Entwicklungszyklus *Ctenotaenia marmotae*
1 Die adulten Bandwürmer (Zwitter) parasitieren im Dünndarm. Sie sind mit Hilfe von Saugnäpfen an der Darmwand fixiert und absorbieren Darmsäfte (verdaute Nahrung) durch ihr Integument (Außenoberfläche). Bandwürmer besitzen keinen Darm.
2 Die Würmer wachsen durch Vermehrung der Proglottiden (Bandwurmglieder). Jede Proglottide besitzt sowohl einen männlichen als auch einen weiblichen Genitalapparat. Die graviden Proglottiden am Hinterende lösen sich ab und werden mit dem Kot ausgeschieden. Die graviden Proglottiden enthalten befruchtete Eier.
3 Die freigesetzten Eier mitsamt den darin enthaltenen Onkosphären (Embryonalstadien) werden von Milben aus der Familie der Oribatidae (Zwischenwirt) aufgenommen. Die Onkosphären durchbrechen die Darmwand und erreichen so das Coelom (Leibeshöhle) der Milbe.
4 Innerhalb von etwa 4 Monaten entwickeln sich in der Milbe infektiöse Larvalstadien (Zystizerkoide).
5 Die Milben werden vom Murmeltier (Endwirt) mit der Nahrung oral aufgenommen und verdaut. Aus den Zystizerkoiden schlüpfen die juvenilen Bandwürmer. Diese heften sich an die Darmwand an und reifen zum Adultstadium heran.

untersucht worden. Die meisten bis jetzt durchgeführten Untersuchungen befaßten sich mit der Analyse von während der Jagdzeit erlegten Tieren, wobei jedoch keine Erkenntnisse über die Dynamik des gesamten jahreszeitlichen Verlaufes gewonnen werden können.

Eine weitere Möglichkeit wären die koprologischen Untersuchungen, bei denen die Materialgewinnung während der gesamten aktiven Periode relativ einfach ist. Unter bestimmten Bedingungen steuert diese Analyse einige Schlußfolgerungen über epidemiologische Aspekte der Infektion bei (wie z. B. das Infektionsrisiko sowie die Präpatenzzeit (Zeitraum von Beginn der Infektion bis zum Ausscheiden von Fortpflanzungsprodukten mit dem Kot) der verschiedene Parasitenarten), erlaubt aber meist keine Quantifizierung der Befallsintensität. Tatsächlich machen näm-

meltiere geht hervor, daß das Alpenmurmeltier grundsätzlich den Winterschlaf frei von Adultwürmer verbringt (BLANCHARD & BLATIN 1907, BASSANO et al. 1992). Es ist interessant, daß dieses Phänomen, obwohl nur in geringem Maße wissenschaftlich nachgewiesen, auf populärer Ebene sehr bekannt ist. So herrscht z. B. die sehr verbreitete, wissenschaftlich jedoch nie bestätigte Meinung vor, daß Murmeltiere, bevor sie sich zum Winterschlaf zurückziehen, bestimmte Kräuter oder Moschus fressen, um sich von den Würmer zu reinigen und den Winter „wurmfrei" zu verbringen. Verschiedene Autoren favorisieren jedoch eine andere Hypothese, wie sich das Murmeltier vor dem Winterschlaf der Adultparasiten entledigt. BLANCHARD & BLATIN (1907) vermuteten, daß die Verminderung der Körpertemperatur bei den Würmern Gefühllosigkeit verursacht, wodurch sie nicht an der

Darmwand hängen bleiben können und durch die peristaltische Darmaktivität ausgeschieden werden. Nach BASSANO et al. (1992) wirken das Aussetzen der Nahrungsaktivität und das darauffolgende Kollabieren des Darmlumens auf die Würmer als physischer Ausscheidemechanismus, insbesondere für die größeren Arten wie *Ascaris laevis* und *Ctenotaenia marmotae*. In diesem Zusammenhang bemerken die Autoren, daß die einzigen in den untersuchten winterschlafenden Murmeltieren entdeckten Adultwürmer zur Familie der Spiruridae zählten. Diese Würmer leben im Magen, der einzige Darmteil, der im Winterschlaf ein Lumen behält.

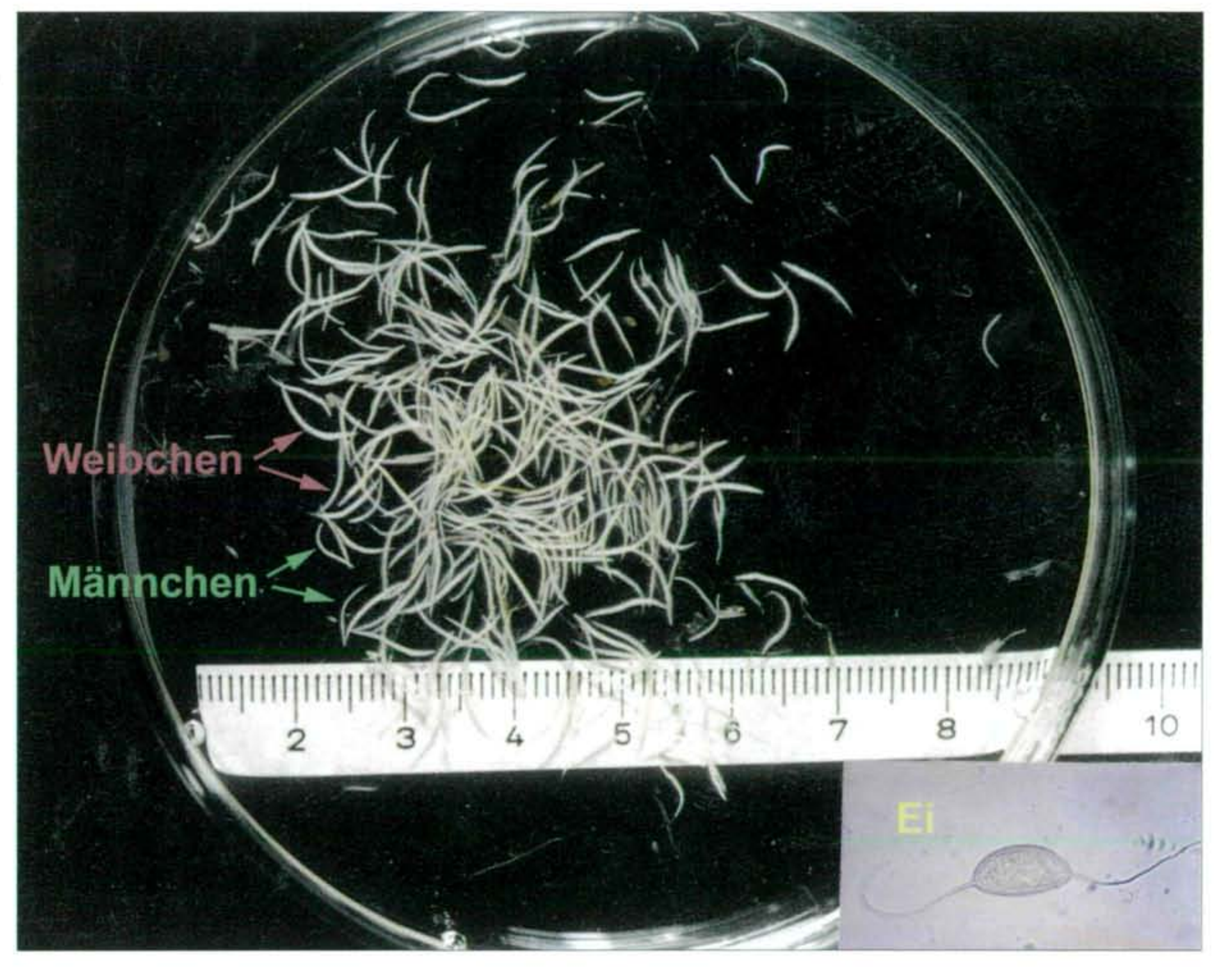


Abb. 3: ***Citellina alpina*. Die durchschnittliche Gesamtlänge der adulten Würmer beträgt 6,3 mm (Männchen) bzw. 9,2 mm (Weibchen). Im Bild rechts unten eine mikroskopische Aufnahme eines Eis.**

Anderseits ist bei anderen winterschlafenden Arten im Labor gezeigt worden, daß die Zeit, die nötig ist, um nach dem Beginn des Winterschlafes die Patenz (Infektionsdauer) zu beenden, bei manchen Parasitenarten der durchschnittlichen Lebenserwartung des Wurmes entspricht (SIMITCH & PETROVITCH 1964). Dies läßt eher an einen „natürlichen" Tod des Wurmes denken, als an einen zwingenden, entweder aktiven oder passiven Mechanismus. Die uns zur Verfügung stehenden Daten geben weder Auskunft über den Zeitpunkt, wann die „Entwurmung" stattfindet, noch darüber, ob diese gleichzeitig alle Parasitenarten betrifft. Durch die Beobachtung eines Murmeltieres in Gefangenschaft konnten CALLAIT et al. (1997) Eier und Wurmglieder im Kot bis zu zwei Wochen nach dem Beginn des Winterschlafes nachweisen.

Abgesehen von der Frage, welcher Reinigungmechanismus zur Anwendung kommt, ist es aber auch interessant zu verstehen, wie diese Parasitenarten im Winter überleben können. Für einige in unserer Untersuchung nachgewiesene Arten (siehe den Beitrag „Parasiten des Alpenmurmeltieres *Marmota m. marmota*: Systematik, Entwicklung, Verbreitung"), die wenig wirtsspezifisch sind, können wir vermuten, daß andere, nicht-winterschlafende Wirtsarten im Winter als Reservoire fungieren können (zum Beispiel die Wiederkäuer für die Trichostrongylidae-Arten). Dies kann jedoch nicht für streng murmeltierspezifische Arten gelten. Insbesondere zwei Parasi-

tenarten, nämlich *Ctenotaenia marmotae* und *Citellina alpina*, finden sich so oft und regelmäßig, daß man in beiden Fällen von einer erfolgreichen Lösung des Winterschlafproblems ausgehen kann.

Ctenotaenia marmotae (siehe Abb. 1) ist ein großer Bandwurm (bis 30 cm Länge), der meist massiv den Dünndarm des Alpenmurmeltieres parasitiert. Die morphologischen Merkmale sind im Beitrag „Parasiten des Alpenmurmeltieres" beschrieben, der Lebenszyklus ist in Abb. 2 schematisch dargestellt. Es handelt sich um einen indirekten Zyklus, der über einen Zwischenwirt, eine kotfressende Milbe aus der Familie der Oribatidae, laufen muß, in welcher sich die für das Murmeltier infektiösen Larven entwickeln. Da die adulten Parasiten den Winterschlaf nicht überleben, ist es klar, daß der Zyklus einem jährlichen Rhythmus folgt, welcher jedes Jahr nach dem Winterschlaf von einer Resistenzform ausgehend von neuem beginnt. Außerhalb des Endwirtes können theoretisch sowohl die Eier als auch die Larven (Zystizerkoide) im Zwischenwirt als Resistenzformen fungieren. Bis jetzt ist über die natürliche Dynamik dieser Milben noch wenig bekannt, trotzdem hat eine experimentelle Untersuchung nachgewiesen, daß unter kontrollierten Laborbedingungen die Zystizerkoiden knapp vier Monate benötigen, um sich zu infektiösen Stadien zu entwickeln (EBERMANN 1976). Im Zuge von koprologischen Untersuchungen, die über die gesamte aktive Saison durchgeführt wurden (CALLAIT et al. 1997), stellte sich heraus, daß die Infektion mit diesem Parasiten kurze Zeit nach dem Winterschlaf stattfindet. Dies wird auch durch Zwischenergebnisse einer laufenden Untersuchung (basierend auf autoptischen Analysen) über die jahreszeitliche Dynamik dieses Parasiten bestätigt (CALDEROLA et al. in Vorber.). Vermutlich fungieren also die Eier nicht als Resistenzform im Winter, da sie zu lange Zeit brauchen, bevor sie für das Murmeltier infektiös werden. Andererseits ist die Entwicklungszeit der Zystizerkoide in Vergleich zu anderen Bandwurmarten derselben Familie der Anoplocephalidae sehr lang (z. B. beträgt sie bei dem Wiederkäuerbandwurm *Moniezia expansa* nur vier Wochen). Zusätzlich kann man annehmen, daß in der Natur, außerhalb der kontrollierten Laborumwelt, dieser Zeitraum noch länger ist.

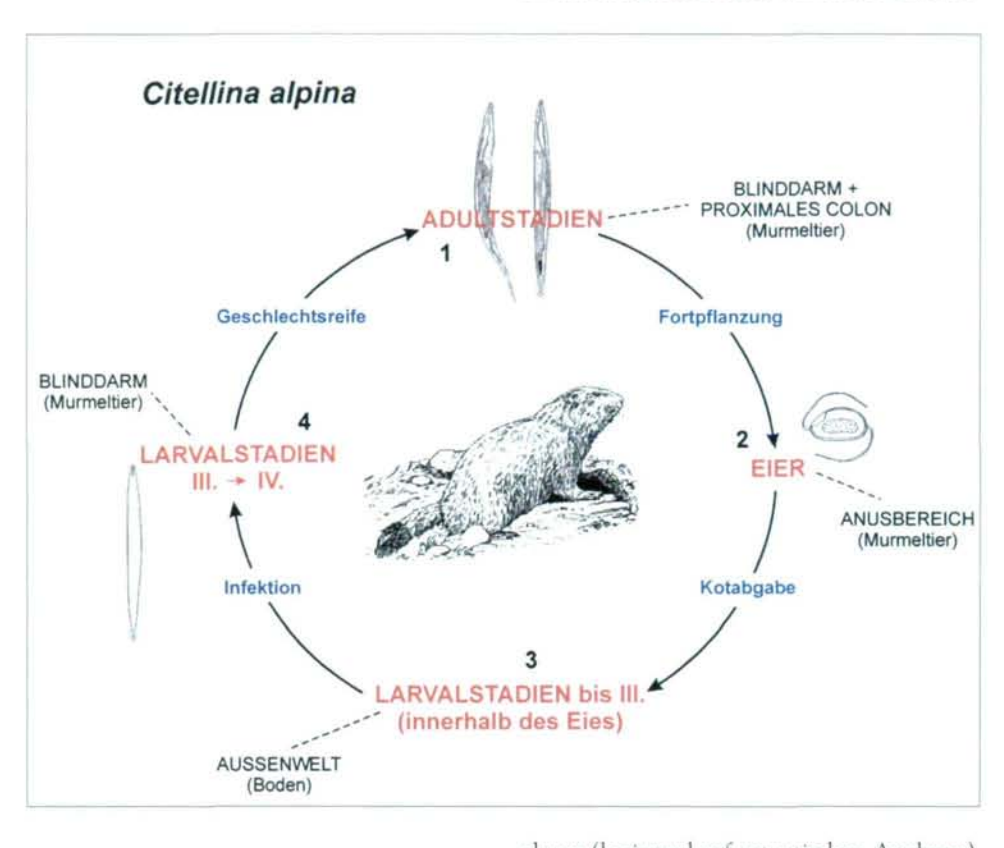


Abb. 4:
Entwicklungszyklus von *Citellina alpina*
1 Die adulten Würmer (getrenntgeschlechtlich) leben in der Blinddarmhöhle und im proximalen Abschnitt des Colons und ernähren sich von der Darmflora (Bakterien und Protozoen).
2 Die reifen Weibchen wandern bis zur Analöffnung, wo sie im Anusbereich ihre Eier ablegen.
3 Die Eier trocknen in der Außenwelt. Die Embryonen entwickeln sich innerhalb der Eier bis zum dritten, infektiösen Larvalstadium.
4 Werden die Eier von einem Murmeltier geschluckt, so schlüpfen die Larven und gelangen in den Blinddarm, wo sie zu Adulttieren heranwachsen.

Über den jahreszeitlichen Verlauf der Infektion in der Natur stehen noch keine Daten zur Verfügung. Auf der Basis von koprologischen Untersuchungen an gefangenen und nachher entwurmten, freilebenden Murmel-

tieren behaupten CALLAIT et al. (1997), daß das Infektionsrisiko über die gesamte aktive Periode konstant hoch bleibt, und daß bei Herannahen des Winterschlafes der Eierausstoß gesteigert wird. Die vorläufigen Daten von CALDEROLA et al. (in Vorber.) zeigen jedoch, daß die Befallsintensität dieses Bandwurmes schon vor dem Winterschlaf stark vermindert ist. Das ist eher ein Zeichen für eine begrenzte natürliche Lebensspanne der Parasiten, welche der kurzen, im Endwirt zur Verfügung
stehenden Zeit angepaßt ist, was wiederum durch eine verlängerte Anwesenheit im Zwischenwirt aufgewogen wird.

Über den jahreszeitlichen Zyklus von *Citellina alpina*, des zweitwichtigsten Helminthenparasiten des Alpenmurmeltieres, gibt es weniger Angaben. Dieser Nematode aus der Familie der Oxyuridae ist ein ziemlich kleiner Wurm (Männchen etwa 1 cm lang, Weibchen bis 2 cm lang; siehe Abb. 3), welcher im Blinddarm und am Anfang des Colons von der dort vorhandenen Bakterien- und Protozoenfauna lebt. Der Lebenszyklus verläuft innerhalb eines einziges Wirtes, dem Alpenmurmeltier (Abb. 4), für welches der Parasit eine starke Wirtsspezifität zeigt. Nach der Befruchtung wandern die mit Eiern beladenen Weibchen zur Analöffnung, wo die Eier abgelegt werden und danach auf den Boden fallen. Dieses Verhalten ist sehr wichtig für die Untersuchung dieses Parasiten, welcher dadurch in koprologischen Analysen nicht nachweisbar ist, da im Kot keine Eier enthalten sind. Aus diesem Grund ist die Bestimmung der epidemiologischen Parameter noch schwieriger. Die Entwicklung der Larvalstadien findet in den Eiern bis zu den für den Wirt infektiösen Stadien statt. Wenn diese von einem Murmeltier aufgenommen werden, schlüpfen aus dem Ei die Larven und erreichen den Blinddarm, wo diese zu Adultwürmern heranreifen.

Wenn, wie es scheint, die Adultwürmer während des Winters nicht überleben, ist die Kontinuität der Art durch die anderen Entwicklungsstadien dennoch gesichert. Wie bereits gesagt, ist die saisonale Dynamik der Eiausscheidung in dieser Art besonders schwierig nachzuweisen. In anderen Arten der Familie der Oxyuridae verläuft die Reifung der Larven innerhalb der Eier ziemlich schnell (zum Beispiel 3-4 Tage in *Oxyuris equi*, Parasit des Pferdes). Sollten die Eier wirklich die Resistenzform darstellen, so ist eine Unterbrechung oder Verspätung der Larvalentwicklung zu erwarten. Allerdings berichten BLANCHARD & BLATIN (1907) in ihrer historischen Arbeit von hypobiotischen Nematodenlarven in der Blinddarmschleimhaut der untersuchten winterschlafenden Murmeltiere. Diese Daten wurden aber nicht durch weiterführende Untersuchungen bestätigt, noch sind bis jetzt Fälle von Hypobiosis bei anderen Arten der Familie der Oxyuridae bekannt.

Obwohl es theoretisch plausibel erscheint, daß im Laufe der Evolution dieser Parasitenarten eine Anpassung an die besondere Wirtsbiologie stattgefunden hat, bereitet es Schwierigkeiten, diese Anpassungen gründlich zu prüfen. Eine Klärung dieser Fragen ist sowohl von geeigneten Laborversuchen aber auch von Untersuchungen an Tieren in der freien Natur zu erwarten, wo gleichzeitig alle Faktoren, die zu diesen evolutiven Anpassungen geführt haben, zusammenwirken.

Zusammenfassung

In diesem Beitrag werden theoretische Bemerkungen und experimentelle Daten über das Thema der Beziehung zwischen Parasiten und Winterschlaf in einem bibliographischen Überblick zusammengefaßt. Allgemein scheint der Winterschlaf die Resistenz gegen Infektionen zu erhöhen. Besondere Beachtung verdienen solche Parasitenarten, die regelmäßig in winterschlafenden Wirten vorkommen und daher besondere Anpassungen an den Winterschlaf entwickelten. Die möglichen Strategien solcher Parasiten beschränken sich nicht nur auf Anpassungen der Adultformen im Wirt, sondern betreffen den gesamten Lebenszyklus. Beim Alpenmurmeltier wurde nachgewiesen, daß die Tiere den Winter frei von adulten Darmwürmern verbringen. Die Konsequenzen auf die Lebenszyklen der beiden wichtigsten Wurmarten *Ctenotaenia marmotae* und *Citellina alpina* werden diskutiert.

Danksagung

Unser Dank gilt Prof. W. ARNOLD für hilfreiche Betreuungstätigkeit und viele wertvolle Diskussionen, A. KÖRBER für die ausgezeichnete graphische Unterstützung sowie Prof. W. PINSKER und R. HENGSBERGER für die engagierte Hilfe und die geduldige Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

BABERO B.B. (1960): On the migration of *Ascaris laevis* LEIDY 1856, in some experimentally infected hosts. — Trans. Amer. Microscop. Soc. **79**: 439-442.

BASSANO B., SABATIER B., ROSSI L. & E. MACCHI (1992): Parasitic fauna of the intestinal tracts of *Marmota marmota* in the western Alps. — In: BASSANO B., DURIO P., GALLO URSI P.U. & E. MACCHI (Eds.), Proceedings of 1st International Symposium on Alpine Marmot and on genus *Marmota*, Torino, pp. 13-24.

BLANCHARD R. & M. BLATIN (1907): Immunité de la Marmotte en hibernation a l'égard des maladies parasitaires. — Arch. Parasit. **11**: 361-378.

CALDEROLA S., POGLAYEN G., SALA M. & P. LANFRANCHI (in Vorber.): Seasonal dynamic of the gastro-intestinal helminthofauna in alpine marmots from the Canton Grisons, Switzerland.

CALLAIT M.P., GAUTHIER D. & C. PRUD'HOMME (1997): Cycles épidémiologiques des différents parasites rencontrés chez la Marmotte alpine dans les Alpes françaises. — BIPAS **17**: 63-71.

CEDHAGEN T. (1988): Endoparasites in some Swedish amphibians. — Acta Parasit. Pol. **33**: 107-113.

CHUTE R.M. (1964): Hibernation and parasitism: recent developments and some theoretical consideration. — Ann. Acad. Scient. Fennicae A.IV. **71**: 114-122.

DAVIS S.D. (1969): Hibernation: intestinal protozoa populations in ground squirrels. — Exp. Parasitol. **26**: 156-165.

EBERMANN E. (1976): Oribatiden (Oribatei, Acari) als Zwischenwirte des Murmeltier-Bandwurmes *Ctenotaenia marmotae* (FRÖLICH, 1802). — Z. Parasitenk. **50**: 303-312.

FLEMING W.J., GEORGI J.R. & J.W. CASLICK (1979): Parasites of the Woodchuck (*Marmota monax*) in Central New York state. — Proc. Helminthol. Soc. Wash. **46**: 115-127.

LYMAN C.P. (1982): Hibernation: responses to external challenges. — In: LYMAN C.P.: Hibernation and torpor in mammals and birds. New York, Academic Press.

SIMITCH T. & Z. PETROVITCH (1954): Ce qu'il advient avec les helminths du *Citellus citellus* au cours du sommeil hibernal de ce rongeur. — Riv. Parassit. **15**: 655-662.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Sonia CALDEROLA
Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität Wien
Savoyenstr. 1
A-1160 Wien
Austria
e-mail: do13684@iperbole.bologna.it

Dr. Monika PRELEUTHNER
Konrad-Lorenz-Institut für Vergleichende Verhaltens-forschung
Österreichische Akademie der Wissenschaften
Savoyenstr. 1A
A-1160 Wien
Austria
e-mail: m.preleuthner@klivv.oeaw.ac.at

Ao.Univ.-Prof. Dr. Heinrich PROSL
Institut für Parasitologie und Zoologie
Veterinärmedizinische Universität Wien
Veterinärplatz 1
A-1210 Wien
Austria
e-mail: heinrich.prosl@vu-wien.ac.at

Prof. Paolo LANFRANCHI
Istituto di Patologia Generale Veterinaria
Universitá degli Studi di Milano
Via Celoria 10
I-20133 Milano
Italy
e-mail: p-lan@imiucca.unimi.csi.it